

SPECTRE D'HÔTES ET ÉVOLUTION DES NÉMATODES PARASITES DE VERTÉBRÉS

PAR

A. G. CHABAUD¹

L'évolution morphologique des Nématodes parasites de Vertébrés est riche et diversifiée dans le détail mais, dans chaque ordre ou super-famille, elle obéit à des lois caractéristiques très strictes qui commencent à être bien précisées. Il devient donc presque toujours possible, en comparant deux espèces d'une même lignée, de savoir quelle est la plus primitive et quelle est la plus évoluée et l'on obtient généralement de bonnes sériations morphologiques à l'échelle des familles, genres et espèces.

Ces documents ayant été établis sur des bases exclusivement morphologiques, il est intéressant dans un deuxième temps, de les confronter avec le spectre d'hôtes.

Le spectre d'hôtes d'un parasite est la liste des animaux chez lesquels il a été signalé. Il est parfois nécessaire d'éliminer dans le spectre d'hôtes les cas de *parasitisme accidentel* dans lesquels un parasite est trouvé accidentellement chez un hôte pour lequel il n'est nullement adapté (par exemple, un parasite d'Insecte trouvé dans l'estomac d'un Oiseau Insectivore).

Le cas des *parasites transfuges* est plus difficile. Il s'agit d'un parasite pouvant évoluer complètement chez un hôte différent de l'hôte normal, mais qui reste morphologiquement indistinguable. Ainsi, en France, *Molineus patens* (Duj., 1845), parasite de Mustelidae, est fréquent chez le Gliridae *Eliomys quercinus*; de même *Trichostrongylus retortaeformis* (Zeder, 1800), parasite de Lagomorphes, n'est pas exceptionnel chez certains Campagnols.

Ce phénomène est important car il paraît être à l'origine du *phénomène de capture* qui, ainsi qu'il sera indiqué plus loin, est essentiel dans l'évolution des Nématodes.

Le *parasite de capture* est défini comme un parasite ayant subi, après son isolement chez un nouvel hôte, une spéciation qui le rend morphologiquement distinguable des souches d'origine (Chabaud, 1965).

Ce peut être un phénomène ponctuel ou, au contraire, le point de départ d'une nouvelle lignée.

La confrontation entre le spectre d'hôtes et la classification des parasites, obtenue par voie purement morphologique, conduit à différentes éventualités.

I. — SPECTRE ZOOLOGIQUEMENT COHÉRENT

La classification des parasites correspond à la classification des hôtes. Il s'agit de la spécificité phylogénique, relativement rare chez les Nématodes.

II. — SPECTRE ZOOLOGIQUEMENT INCOHÉRENT

Le spectre groupe des animaux n'ayant pas d'affinités zoologiques particulières.

1. Travail non présenté ni discuté, par manque de temps.

II. 1. — SPECTRE CHRONOLOGIQUEMENT COHÉRENT

Le spectre n'est pas lié aux affinités zoologiques qui existent entre les hôtes mais à l'époque géologique à laquelle ceux-ci sont apparus, donc à l'« ancienneté » relative des hôtes.

Un « hôte ancien » est un animal peu différent des fossiles qui existaient à une ère géologique ancienne, par exemple un Tenrecoidea, un *Didelphis*, un Dermoptère et même vraisemblablement un Chiroptère actuels diffèrent peu des animaux correspondants du début de l'ère tertiaire.

Un « hôte relique » a une signification différente d'un hôte ancien, car l'animal relique est défini comme espèce survivante d'un groupe zoologique autrefois épanoui.

Un « hôte moderne », au contraire, n'a de fossiles proches de lui qu'à une époque géologique relativement moderne. Par exemple, les premiers Ruminants proches de nos Bovidae actuels n'apparaissent qu'au Miocène.

Un « hôte ambigu » est d'interprétation parfois difficile. Ainsi, d'un point de vue parasitologique, un Felidae peut être un « hôte ancien » car il y a eu passage graduel entre les Créodontes et les Fissipèdes, mais dans d'autres cas, lorsque le parasite est plus sélectif, le même Felidae devient un « hôte moderne » car les ancêtres réellement proches n'apparaissent qu'aux environs du Miocène.

Les spectres d'hôtes chronologiquement cohérents peuvent se présenter de façon très différente selon le dynamisme évolutif de la lignée parasitaire en cause.

II. 1. A. — SPECTRE STATIQUE

Un spectre statique groupe des hôtes qui sont apparus à une période géologique déterminée et n'ont pas d'affinités zoologiques entre eux.

Ce phénomène s'explique aisément lorsque l'on remarque la stabilité de certains Nématodes.

Dans la grande majorité des cas, les hôtes reliques hébergent des Nématodes reliques. Ainsi *Hatterianema*, parasite du Rhynchocéphale, correspond parfaitement au Nématode hypothétique imaginé par Inglis (1967) comme ancêtre des Heterakoidea.

On peut donc supposer que lorsqu'un groupe de Vertébrés subit une explosion évolutive, il y a apparition d'un grand nombre de niches écologiques disponibles, et les parasites susceptibles d'évoluer à cette même période, et aptes à conquérir ces niches, explosent à leur tour. Puis l'évolution se bloque et ne s'effectue plus que par de faibles spéciations. La lignée parasitaire est alors caractéristique d'une période géologique déterminée.

La sous-famille des Molineinae est parasite d'animaux extrêmement variés : Batraciens, Reptiles, Oiseaux, Insectivores — Tenrecoidea, Carnivores, Chiroptères du vieux monde, Tupaiidés, Primates, Pholidotes, Tubulidentés, Rongeurs archaïques (Bathyergidés-Sciuridés). On y trouve donc presque tous les Vertébrés terrestres anciens, à l'exclusion d'une part des Vertébrés propres à l'Amérique du Sud et à l'Australie, et d'autre part des Vertébrés modernes. Il paraît donc logique de placer le développement de cette sous-famille au Paléocène.

Ce type de distribution existe chez d'autres groupes parasitaires que les Nématodes.

Pour les Plasmodium de Mammifères par exemple, Landau et coll. (1976) montrent que le spectre d'hôtes comprend les animaux apparus à l'Éocène environ. Ceux qui sont apparus antérieurement (Insectivores, Marsupiaux) ou ceux qui sont apparus postérieurement sont, à quelques exceptions près, indemnes de parasites.

II. 1. B. — SPECTRE DYNAMIQUE

Dans ce cas, la sériation morphologique des parasites, depuis les plus primitifs jusqu'aux plus évolués, correspond aux dates géologiques successives auxquelles apparaissent les différents hôtes et non à leurs affinités zoologiques réciproques.

L'évolution générale des Trichostrongyloïdes, telle qu'elle est retracée par Durette-Desset et Chabaud (1977) est particulièrement démonstrative à cet égard. Ainsi, tous les Trichostrongyloïdes de Bovidés et de Cervidés dérivent de parasites de Lagomorphes et non de ceux d'Ungulés primitifs.

Cette évolution, qui s'effectue donc par une succession de phénomènes de capture, paraît être le processus le plus fréquemment suivi par les Nématodes (voir en particulier Quentin, 1971).

II. 2. — SPECTRE CHRONOLOGIQUEMENT INCOHÉRENT

La sériation morphologique des parasites ne coïncide ni avec la classification des hôtes ni avec leur ancienneté relative. Ce cas, qui n'est pas rare, peut être interprété en supposant qu'aucune lignée parasitaire n'est disponible pour s'adapter aux niches libres à l'époque où le groupe d'hôtes subit son explosion évolutive. Ce groupe d'hôtes peut donc être colonisé beaucoup plus tardivement, par un phénomène de capture, à partir de parasites ayant évolué chez des hôtes apparus plus tardivement.

L'analyse de Trichostrongyloïdes de Cricetidae (Durette-Desset, 1971) appuie cette hypothèse, car les Cricetidae de l'ancien monde n'ont pas de faune caractéristique, alors qu'en Amérique, il existe chez ces animaux une riche évolution, du Nord vers le Sud, de Nippostrongylidae qui ont évolué chez les Muridae puis les Arvicolidae.

Une autre hypothèse, reposant sur un phénomène de compétition qui éliminerait un groupe parasitaire ancien au profit d'un groupe plus moderne, pourrait, dans d'autres cas, expliquer ces spectres chronologiquement incohérents.

Un autre facteur de complexité provient de ce que nous ignorons la faune parasitaire des animaux éteints. Dans la famille des Rictulariidae, Quentin (1971) a montré que les espèces les plus primitives sont parasites de Rongeurs modernes d'Alaska et de Sibérie.

L'évolution, qui semble donc avoir débuté relativement tard dans le tertiaire s'est effectuée du Nord au Sud et la lignée, par captures successives, s'est diversifiée en Asie, en Europe, en Afrique, en Amérique chez des animaux beaucoup plus anciens que les Muroidea, tels que les Chiroptères, les Primates, les Carnivores, etc...

Cependant, nous venons de découvrir en Colombie, chez un Marsupial, un nouveau genre de Rictulaire morphologiquement plus primitif que ceux qui étaient connus précédemment.

L'Amérique du Sud ayant été entièrement insulaire dès le début du tertiaire, nous devons admettre que l'évolution des Rictulaires a débuté beaucoup plus tôt qu'il n'était admis, dès le Crétacé, et il paraît vraisemblable que la contamination des Muroidea s'est faite à partir de Rictulaires ayant évolué pendant tout le début du tertiaire chez des Marsupiaux néarctiques actuellement éteints.

En conclusion, l'analyse du spectre d'hôtes paraît être un instrument de grande valeur pour tenter de comprendre l'évolution et les causes de la répartition actuelle des Nématodes, à condition qu'elle soit effectuée *a posteriori* sur des données morphologiques très précises.

Le point faible de cette méthode est qu'il est souvent facile de fournir plusieurs hypothèses rendant compte des faits observés. Cependant, les progrès réalisés dans les études sur la morphologie et la répartition des parasites eux-mêmes, sur la paléontologie des hôtes et sur leur biogéographie, restreignent peu à peu les possibilités envisageables et on peut admettre qu'une hypothèse faussée fait mieux progresser nos connaissances que l'absence de toute hypothèse.

BIBLIOGRAPHIE

- CHABAUD (A. G.) in GRASSÉ (P. P.), 1965. — *Traité de Zoologie*, 4 (fasc. 2 et 3) : 1-1497, Paris, Masson édit.
- DURETTE-DESSET (M. C.), 1971. — Essai de classification des Nématodes Heligmosomes. Corrélation avec la paléobiogéographie des hôtes. *Mém. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, n. sér., sér. A, Zool., 69 : 126 pp.
- DURETTE-DESSET (M.-C.) et CHABAUD (A. G.), 1977. — Essai de classification des Nématodes Trichostrongyloidea. *Ann. Parasit. hum. comp.*, 52 (5) : 539-558.

- INGLEIS (W. G.), 1967. — The evolution, host relationships and classification of the Nematode superfamily Heterakoidea. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) zoology*, 15 (1) : 1-28.
- LANDAU (I), MILTGEN (F.) et CHABAUD (A. G.), 1976. — Les différents types de gamétocytes chez les Hémosporidies des Mammifères. Corrélation avec la morphologie des schizontes tissulaires. Hypothèses sur l'évolution du groupe. *Ann. Parasit. hum. comp.*, 51 (1) : 175-187.
- QUENTIN (J. C.), 1971. — Sur les modalités d'évolution chez quelques lignées d'Helminthes de Rongeurs Muròidea. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd. Parasitol.*, 9 (2) : 103-176.